Untersuchungen über die Plagiotropie der Blätter von Tropaeolum maius

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät

der Universität Rostock

vorgelegt von

Herbert Freytag

aus Bad Frankenhausen

am Kyffhäuser

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1930

Referent: Professer Dr. v. GUTTENBERG

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus
„Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik
Band 12, Heft 2

Wir wissen, daß am Zustandekommen der Blattstellungen drei Faktoren beteiligt sind: Geotropismus, Phototropismus und Epinastie. Die beiden Tropismen sind als induzierte Bewegungen bekannt und sind experimentell leicht faßbar. Anders steht es mit der Epinastie. Seit DE VRIES (1871) zuerst auf sie aufmerksam gemacht hatte und bekannt geworden war, daß Blätter bei der Rotation um die horizontale Klinostatenachse stark epinastisch, also dorsalkonvex, zurückschlagen, entstand ein Streit der Meinungen darüber, ob hier eine autonome oder induzierte Erscheinung vorläge. Im Anschluß an PFEFFER ging die herrschende Meinung lange dahin, daß die Epinastie autonom sei, daß innere Faktoren sie veranlassen, und daß sie dauernd in der Pflanze wirksam sei. Erst KNIEP (1910) wies darauf hin, „daß es unstatthaft ist, schlechthin von Autoepinastie zu reden," weil der Beweis fehlt, daß jeder aitiogene Ursprung ausgeschlossen ist; es könnte Geo- oder Photoepinastie vorliegen.

KNIEPS Arbeit bedeutete vor allem insofern einen wertvollen Fortschritt, als er feststellen konnte, daß bei dorsiventralen Laubblättern, die an der horizontalen Klinostatenachse rotieren, Geoperzeption und Summation geotroper Reize möglich ist, und als von ihm ein Weg gezeigt wurde, die Epinastie rein zum Ausdruck zu bringen und größenmäßig zu erfassen.

Aber auch KNIEP sah „zur Zeit kein Mittel, wie man entscheiden könne, ob Geo- oder Autoepinastie vorliegt." Auch HEILBRONN (1923) und RAWITSCHER (1925) hegen gewisse Zweifel daran, daß die Epinastie wirklich autonom sei. RAWITSCHER bespricht die Abhängigkeit und Veränderlichkeit der Epinastie durch Außenfaktoren und kommt zu dem Schluß, daß eine Analyse der Einwirkung dieser Faktoren noch aussteht.

Die im Rostocker Institut vorgenommenen Versuche Möllers (1929) brachten eine gewisse Klärung dieser Frage, vor allem deshalb, weil durch die erstmalig angestellten *quantitativen* Versuche, bei denen der Phototropismus als Maß für Geotropismus und Epinastie verwandt wurde, ein neuer Einblick in das Zusammenwirken der Bewegungen gewonnen wurde, dessen Gesamtergebnis ungefähr folgendes ist:

Die Epinastie der Laubblätter von *Coleus* ist kein autonomer Prozeß, sondern ein induzierter Zustand. „Das junge Blatt entfaltet sich epinastisch, ist noch nicht tropistisch reizbar. Sowie es tropistische Fähigkeiten gewinnt, schalten diese die Epinastie aus. Gänzliche Desorientierung schaltet die Epinastie wieder ein. Diese ist somit nicht autonom in dem Sinne, daß sie immer wirksam ist und nur durch Überwiegen der Tropismen überwunden und dadurch unsichtbar wird. Sie ist vielmehr durch Desorientierung induziert, wobei die geotrope Desorientierung die Hauptrolle zu spielen scheint. Bloßer Verlust *einer* Orientierungsmöglichkeit hat sie noch nicht zur Folge, daher kann sie auch durch *einen* Orientierungsfaktor wieder aufgehoben werden."

Alle diese Feststellungen bezogen sich zunächst nur auf *Coleus*; es ist aber anzunehmen, daß andere Blätter, die — wie *Coleus* — keinen negativen Blattstielgeotropismus besitzen, sich ebenso verhalten. Hingegen mußte unentschieden bleiben, ob bei Pflanzen mit starkem Blattstielgeotropismus nicht Abweichungen auftreten würden. Daher veranlaßte mich Herr Professor v. Guttenberg, eine qualitative und quantitative Analyse auch an einer solchen Pflanze vorzunehmen.

Als Versuchsobjekt diente uns *Tropaeolum maius*, welches im Gegensatz zu *Coleus* einen ausgesprochenen negativen Blattstielgeotropismus besitzt. *Tropaeolum* hat gegenüber manchen anderen Versuchspflanzen den Vorzug der leichten Ablesung der Neigungslage, da die *Tropaeolum*-Blattstiele an jungen, bei Oberlicht gezogenen Pflanzen fast gerade sind; ein Einfluß des Eigengewichtes kommt bei der leichten Spreite kaum in Frage. Der Winkel, den die Blattstiele mit der Horizontalen einschließen, ist stets gleich, oder zum mindesten annähernd gleich. Er beträgt 75 ± 5^0, entsprechend einer Vertikalabweichung von 10—20°.

Die Blattspreiten liegen nicht horizontal, sondern schräg, wobei die „Spitze" nach abwärts gesenkt ist. Der Neigungswinkel variiert am Tage zwischen 5 und 10°. Von einer so starken Schlafbewegung, wie sie Haberlandt (1905) angibt (Senkrechtstellung der Spreiten), war an meinem Versuchsmaterial nichts zu bemerken.

Am besten reaktionsfähig erwiesen sich die Primärblätter junger Pflanzen, deren Gesamthöhe etwa 12 cm betrug, welche Höhe ungefähr 2—3 Wochen nach der Keimung erreicht wurde. Wenn nichts anderes bemerkt ist, sind im folgenden stets solche Blätter gemeint. Die Pflanzen wurden bei diffusem Oberlicht im Kalthaus, zum Teil auch im Freien, in

kleinen Töpfen kultiviert. Sie hielten sich auch bei mehrtägigem Aufenthalt im Dunkeln sehr gut. Die Verdunkelung der Pflanzen erfolgte durch Dunkelstürze aus Zink oder Pappe oder durch Arbeiten im Dunkelzimmer.

Registriert wurden die Bewegungen durch Abzeichnen von Schattenbildern oder auf photographischem Wege. Die Winkelbezeichnung erfolgte nach KNIEP, jedoch für die Stiele und nicht für die Spreiten. Die Lage 0^0 ist also jene Horizontallage, in der der Blattstiel seine Dorsalseite nach oben kehrt, die Lage 180^0 die, in welcher die Dorsal-(Ober-) seite unten liegt. Die Lagen in den unteren Quadranten haben — Vorzeichen. Der Winkel, den beide Blattstiele miteinander einschließen, soll als Blattgabelwinkel bezeichnet werden.

Zunächst wurde das normale Längenwachstum ungekrümmter Blattstiele gemessen, um zu erfahren, in welcher Weise es sich auf die einzelnen Zonen verteilt. In der üblichen Weise wurden in gleichen Abständen Tuschemarken aufgetragen, deren Entfernung nach einiger Zeit abgelesen wurde.

Nach UHLITZSCH (1887) erstreckt sich das Längenwachstum bei den Stielen vieler Blätter, solange es anhält, auf den ganzen Stiel, ohne daß ein besonderer Vegetationspunkt kenntlich wird. Bei anderen Blättern dagegen ist es, wenigstens von einem gewissen Alter an, auf ein oder zwei bestimmte Zonen beschränkt.

Bei *Tropaeolum* beginnt das Wachstum der Blattstiele an der Basis. Dann rückt die stärkste Wachstumszone akropetal weiter und hält sich schließlich stets etwa 1 cm unter der Stielspitze; auch in einer Entfernung von 4—$4^1/_2$ cm oberhalb der Basis war oft ein leichtes Auseinanderrücken der Tuschemarken noch an älteren Blättern bemerkbar.

2. Qualitative Untersuchungen.

a) Phototropismus und Photonastie.

Durch Versuche von HABERLANDT (1905) ist bekannt geworden, daß bei *Tropaeolum* der Blattstiel positiv phototrop ist und die „grobe Einstellung" in die Lichtrichtung bewirkt, daß ferner auch die Spreite den Lichtreiz perzipiert und den oberen Teil des Blattstieles zur „feineren Einstellung" veranlaßt. HEILBRONN hat später dem Blattstiel eigenen Phototropismus abgesprochen. Seine Versuche sind aber nicht beweisend, da er nicht wie HABERLANDT mit verdunkelter, sondern mit abgeschnittener Spreite experimentierte.

Um zu erkennen, inwieweit bei der gewöhnlichen Normallage im Freien bei *Tropaeolum* eine photonastische Tendenz mitwirkt, wurden Pflanzen aus dem Freien in diffuses Licht abnehmender Stärke und ins Dunkle gebracht. Das Ergebnis dieses Versuches bringt nachfolgende Zusammenstellung:

Pflanzen aufrecht (Normalstellung) im Kalthaus und Dunkelzimmer
15. VII. bis 19. VII. 1929.

Erweiterung des Gabelwinkels im Freien gezogener Pflanzen nach 7 Stunden:

1. Bei diffusem Licht im Kalthaus	2. Bei diffusem Licht durch weiß-graues Papier erzeugt	3. Im Dunkelzimmer
a) Mit Spreite 8—10°	10—15°	15—20—30° (bei längerer Reizung Entstehung eines geotropen Knicks in $4^1/_2$ cm Höhe, wenn Winkelerweiterung über 20°)
b) Ohne Spreite *unverändert*	*Unverändert*	*Unverändert*

Aus den Versuchen folgt, daß *Tropaeolum*-Blätter bei abnehmender Lichtintensität eine zunehmende Photoepinastie aufweisen, die im Dunkeln den Gabelwinkel bis zu 50° vergrößern kann. Zu so starker Erweiterung des Winkels kommt es nur, wenn die Pflanzen aus dem Freien direkt in das Dunkelzimmer übertragen werden, nicht aber, wenn sie sich vorher in schwächerem diffusen Lichte befanden. Daraus folgt, daß die Größe des photonastischen Effektes von der Größe des Reizunterschiedes abhängt. In jenen Fällen, in welchen der Gabelwinkel schließlich 40° übersteigt, ist stets nach Verlauf einiger weiterer Stunden das Auftreten eines Knickes etwa $4^1/_2$ cm über der Ursprungsstelle des Blattstieles zu beobachten. Durch diese Knickung kommt der ganze obere Teil des Stieles wieder in seine Ausgangslage zurück, manchmal sogar etwas über diese hinaus. Hier liegt offenbar ein geotroper Vorgang vor, der durch die starke Neigungslage induziert wird. Daß wirklich Geotropismus vorliegt und nicht etwa nur eine photonastische Pendelbewegung, wird durch spätere Versuche erwiesen. Die Knickstelle liegt in der früher erwähnten unteren Wachstumszone.

Spreitenlose Stiele zeigen keine oder geringe Photonastie. Da, wie spätere Versuche zeigen werden, der Verlust der Lamina geotrope Krümmungen des Stieles in keiner Weise verhindert, fällt die Möglichkeit einer durch Wundshock bedingten Starre fort. Das Ergebnis ist demnach nur so zu deuten, daß die Spreite das Haupt-Perzeptionsorgan für die Photonastie darstellt.

b) Geotropismus und Geonastie.

Über den Geotropismus der *Tropaeolum*-Blätter liegen einige Angaben von Heilbronn vor, die hier kurz zusammengefaßt werden sollen. Werden an abgeschnittenen Blättern die Spreiten genau horizontal gehalten, wobei die Blattstiele zunächst senkrecht nach abwärts hängen, so vollführen letztere im Dunkeln rasch eine sehr starke dorsalkonvexe Krümmung, die bis zur Schleifenbildung führen kann. Eigene Versuche haben dies bestätigt. Die Deutung dieser Erscheinung hat schon Möller

(S. 76) versucht. Anscheinend befinden sich die Blätter bei dieser Versuchsanstellung in einer dauernd geotropen Reizlage; sowohl Spreite als Stiel sind jetzt nicht wie in der Normalstellung geneigt, sondern in horizontaler bzw. vertikaler Lage, und erstere kann auch durch keine Krümmung abgeändert werden. So erweckt dieser Versuch den Anschein, als ob die Spreite der dirigierende Teil und der ganze Vorgang eine durch sie induzierte geotrope Erscheinung wäre. Auffällig ist nur, daß die beschriebene Dorsalkrümmung am Lichte nicht eintritt; dies dürfte ursächlich irgendwie damit zusammenhängen, daß die Spreite jetzt annähernd richtig phototrop orientiert ist. Der Geotropismus des *Tropaeolum*-Blattstieles wird durch Phototropismus völlig überwunden, wie z. B. Versuche mit einseitiger Beleuchtung deutlich zeigen. Dies könnte auch im Heilbronnschen Versuch zutreffen und so die geotrope Dorsalkrümmung phototrop verhindert werden. Die Tatsache aber, daß es sich stets um eine *dorsale* Krümmung handelt, beweist schon, daß auch ein epinastischer Faktor daran beteiligt ist. Es könnte sich auch im ganzen um bloße Epinastie handeln, die bei völliger Desorientierung (im Dunkeln) auftritt, bei Licht aber ausgeschaltet wird.

Wichtig ist auch folgender Versuch Heilbronns: Abgeschnittene Blätter, deren Blattstiel senkrecht orientiert wird, zeigen Dorsalkrümmung bis über die Horizontale. Werden die Blätter aber in ihrer Ausgangslage aufgestellt (70—80° über der Horizontalen geneigt), so unterbleiben diese Krümmungen. Beides findet sowohl im Licht, als auch im Dunkeln statt. Die Krümmung der senkrechten Stiele ist also durch die Desorientierung bewirkt. Daß es sich hier um keinen geotropen, sondern um einen nastischen Vorgang handelt, ist klar und macht es wahrscheinlich, daß auch in dem früher beschriebenen Experiment nastische und nicht tropistische Faktoren ausschlaggebend sind. — Horizontal gelegte Blattstiele zeigten bei Heilbronn, wenn die Dorsalseite oben lag, eine schwache Krümmung nach unten, im Gegenfalle eine Aufkrümmung, die über die Vertikale hinausging. Beides erklärt sich aus dem Zusammenwirken von Geotropismus und Epinastie.

a) Vorversuche.

Um wenigstens ein annäherndes Bild von der Verteilung der Geoperzeption im Blatt zu gewinnen, wurden Dekapitierungsversuche angestellt, deren Ergebnis im folgenden zusammengefaßt ist.

Aus den Versuchen folgt, daß die Blattstiele auch ohne Spreite geotrop reagieren. Der Sitz der Perzeption befindet sich also im Blattstiele, die Hauptperzeptionszone liegt im obersten Zentimeter unter der Spreite, ist also mit der Hauptwachstumszone identisch. Davon, daß sich die Stiele nicht senkrecht aufkrümmen, sondern noch über diese Lage hinausbewegen, so daß sie schließlich schräg stehen, soll später noch ausführ-

Versuch zur Bestimmung der geotropen Perzeptionszone.
Versuchspflanzen horizontal fixiert, Blattstielgabel horizontal, also Blätter in Flankenstellung. 10. VII. 1927.

	Nach 20 Stunden
I. Spreiten abgeschnitten	
a) Direkt am Stiel	*Starke* Überkrümmung über die Vertikale
b) $^1/_2$ cm unter der Spreite . . .	
c) 1 cm unter der Spreite	
d) 2 und mehr Zentimeter unter der Spreite	Aufkrümmung nur bis 70°, höchstens 80°
II. Mit Spreiten	Schwache aber deutliche Überkrümmung.

licher gesprochen werden. Hier sei nur erwähnt, daß diese Überkrümmung ohne Spreite meist viel ausgiebiger ist als mit Spreite; noch deutlicher lehren das die später zu besprechenden Inversversuche. Dies läßt vermuten, daß die Spreite doch einen Einfluß auf die geotrope Gesamtbewegung hat.

Daß die Spreite aber zu keiner geotropen Eigenbewegung befähigt ist, lehren auch folgende Versuche:

Pflanzen horizontal fixiert. Blattstiele nebeneinander in horizontaler Ebene (Flankenstellung), im Warmhaus bei diffusem Licht und im Dunkelzimmer. 28. bis 29. VI. 1927.

Versuchsbeginn	Nach 5 Stunden	Nach 20 Stunden
a) Bis zu den Spreiten mit Bast an Stäbchen fixiert	Unverändert	Unverändert
b) Stiele und Spreite frei	Deutlich geotrope Aufkrümmung	Teils bis zur Vertikalen teils *über* die Vertikale hinaus geotropisch aufgekrümmt.

Pflanzen horizontal fixiert, Blattstiele übereinander im Warmhaus bei diffusem Licht und im Dunkelzimmer. 1. bis 2. VII. 1927.

Versuchsbeginn	Nach 5 Stunden	Nach 20 Stunden
a) Stiele bis zu den Spreiten fixiert	Unverändert	Unverändert
b) Stiele und Spreite frei	Geotrope Aufkrümmung	Beide Blätter um 90° aufgerichtet, daher in Lage +80° (Normalstellung).

Pflanzen invers, im Warmhaus bei diffusem Licht und im Dunkelzimmer. 3. u. 4. VII. 1927.

Versuchsbeginn	Nach 5 Stunden	Nach 20 Stunden
a) Stiele bis zu den Spreiten fixiert	Unverändert	Unverändert
b) Stiele und Spreite frei	geotrope Aufkrümmung	Bis auf +100° aufgekrümmt *und hier tordiert*, somit in der Lage +80°.

Zu den Versuchen ist zu bemerken, daß trotz der Fixierung der Blattstiele eine Bewegung am Spreitengrunde an sich zweifellos möglich gewesen wäre.

Nach diesen Vorversuchen wurden andere angestellt, die das geotrope und das nastische Verhalten von Pflanzen in verschiedenen Stellungen klarlegen sollten. Diese „Stellungsversuche" sollen erst kurz zusammengestellt und dann näher besprochen werden.

Nach Verdunkelung reagieren, wie früher erwähnt, an aufrechten Pflanzen alle Blätter mit einer photo-epinastischen Erweiterung des Gabelwinkels; um deshalb etwaige Geonastie *rein* zum Ausdruck zu bringen, war eine *Vor*verdunkelung bei allen anderen Stellungsversuchen notwendig, die solange dauern mußte, bis eine dauernde Ruhelage erreicht war. Dieses war nach 24 Stunden stets der Fall. Alle Versuche wurden mehrfach vorgenommen, im folgenden wird je ein Beispiel angeführt. Die Hauptachse war stets fixiert.

b) Stellungsversuche.

a)

Pflanze horizontal, Flankenstellung, verdunkelt, die epinastische Ebene liegt senkrecht zur geotropen Ebene. 24. VII. 1927 (Abb. 1[1]).

		Blattgabelwinkel			
		zu Versuchsbeginn	nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 24 Stunden Horizontallage	nach 48 Stunden Horizontallage
1.	Mit Spreite . .	30°	50°	70°	80°
2.	Dekapitiert . .	20°	20°	40°	20°

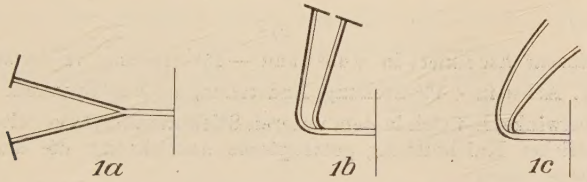

Abb. 1. *a* Horizontallage (Flankenstellung) von oben gesehen. *b*, *c* Endlagen mit und ohne Spreite etwas schräg von der Seite gesehen, um Deckung zu vermeiden. Die ursprüngliche Ventralseite (dickere Linie) ist in Wirklichkeit am vorderen Stiel dem Beschauer zugekehrt, am hinteren Stiel von ihm abgekehrt.

Alle Blattstiele krümmen sich außerdem geotrop über die Vertikale. Diese Aufrichtung findet fast nur oder ausschließlich in den zwei oberen Dritteln des Stieles statt, wobei in etwa 4 cm Entfernung von der Stielbasis ein scharfes Knie auftritt. Die oberen Blattstielteile liegen schließlich, wenn sie Spreiten haben, ziemlich genau in der Normallage, nämlich 10—15° gegen die Vertikale geneigt. Stiele ohne Spreiten krümmen sich erheblich stärker über die Vertikale hinaus (etwa 45°).

[1] Zur besseren Orientierung sind schematische Zeichnungen der Anfangs- und Endlagen beigegeben, die nach Photographien angefertigt wurden. Die Ventralseite des Blattstieles ist durch eine dickere Linie angedeutet.

b)

Pflanze horizontal, Blätter übereinander, verdunkelt, epinastische und geotrope Ebene fallen zusammen. (Abb. 2.)

		Blattgabelwinkel			
		zu Versuchsbeginn	nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 24 Stunden Horizontallage	nach 48 Stunden Horizontallage
1.	Mit Spreite . .	20°	35°	65°	80°
2.	Dekapitiert . .	30°	40°	50°	50°

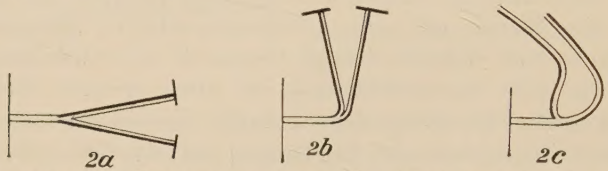

Abb. 2, *a* Horizontallage, Blattstiele übereinander; *b*, *c* Endstellung mit und ohne Spreite. Alles von der Seite gesehen.

Die Blattstiele krümmen sich geotrop auf. Bei Versuchsbeginn liegt das obere Blatt von 1 in der Lage $+162^1/_2{}^0$, das untere in der Lage $-17^1/_2{}^0$. Am Versuchsende hat sich das obere Blatt *über* die Vertikale in die Lage $+80^0$ begeben. Das untere ist *vor* der Vertikalen in der Lage $+80^0$ stehen geblieben. Beide Blätter haben sich also gehoben und so die Normalstellung erreicht.

Spreitenlose Stiele verhalten sich anders. Beide Stiele gehen erheblich über die Vertikale (etwa 45°) hinaus. Das obere Blatt erreicht seine Endstellung viel schneller als das untere, ersteres spätestens nach 48 Stunden.

c)

Pflanzenachse fixiert in $+45^0$- und -45^0-Stellung, verdunkelt.

1. Achse in $+45^0$-Stellung, Endstellung nach 20 Stunden:

Der Gabelwinkel hat sich in dem unteren Stielteil auf 105° erweitert. Von da ab mit deutlicher Knickbildung geotropische Aufrichtung, die die Blätter in die Normallage führt.

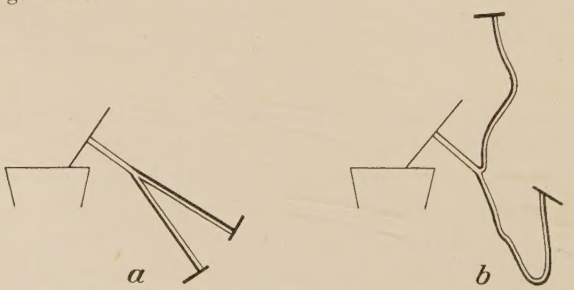

Abb. 3. Pflanzen in -45^0 Stellung, *a* Anfangs-, *b* Endstellung.

2. Pflanze in -45^0-Stellung. Endstellung nach 20 Stunden: (Abb. 3.)

Das Endergebnis ist dem unter 1. genannten gleich. Gabelwinkel unten mindestens 110°, oben nach Knickbildung etwa Normalstellung.

d)

Pflanze invers vertikal verdunkelt (Abb. 4).

		Blattgabelwinkel zu Versuchsbeginn	nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 24 Stunden Inverslage
1.	Mit Spreite . .	35°	50°	90° im unteren Teil oben Normalstellung (+75°) durch *Torsion* wieder erreicht
2.	Dekapitiert . .	35°	50°	Schleifenbildung

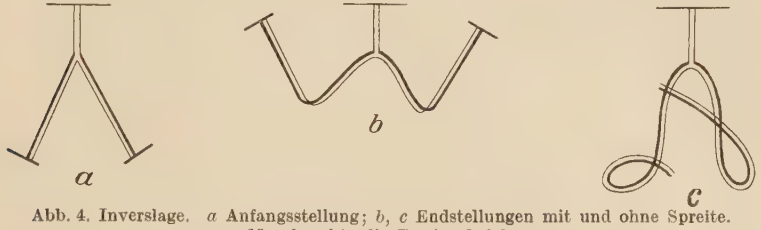

Abb. 4. Inverslage. *a* Anfangsstellung; *b*, *c* Endstellungen mit und ohne Spreite. Man beachte die Torsion bei *b*.

Ganze Blätter erweitern den Gabelwinkel im basalen Teil, und vollführen dann eine starke dorsal-konvexe Krümmung im oberen Teil, wobei wieder ein Knie entsteht. Die oberen Teile bleiben etwa 15° vor der Vertikalen stehen (Normallage) und tordieren um 180°, so daß die Spreite normal nach außen gewendet ist und die Lage +115° in die Lage +75° umschlägt.

e)

Ein Blattstiel um den jeweiligen Neigungswinkel verschoben, so daß er genau vertikal steht: Endergebnis nach 20 Stunden:

Der Blattstiel kehrt durch dorsalkonvexe Krümmung in seine Normallage zurück. Der zweite, der anfangs gesenkt ist, erreicht dasselbe durch ventralkonvexe Krümmung, braucht aber dazu längere Zeit.

f)

Versuch mit horizontal gelegten Blattstielen:

1. Dorsalseite oben, Reaktion nach 20 Stunden:
   Aufrichtung nicht bis zur Senkrechten, etwa in die Normallage.
2. Dorsalseite unten, Reaktion nach 20 Stunden:

Eine Überkrümmung von 20° über die Vertikale, also wieder etwa Erreichung der Normalstellung.

g)

Versuche zur Bestimmung der labilen Gleichgewichtslage im Dunkeln (Abb. 5 u. 6).

		Anfangslage	Reaktion nach 20 Stunden
1.	Mit Spreite	— 90°	dorsal-konvexe Krümmung
		— $87^1/_2{}^0$	dorsal-konvexe Krümmung
		— 87°	dorsal-konvexe Krümmung
		— 86°	ventral-konvexe Krümmung
		— 85°	ventral-konvexe Krümmung

Versuche zur Bestimmung der labilen Gleichgewichtslage im Dunkeln (Abb. 5 u. 6).

		Anfangslage	Reaktion nach 20 Stunden
2.	Dekapitiert	— 90°	dorsal-konvexe Krümmung
		— 87½°	dorsal-konvexe Krümmung
		— 87—86°	keine Krümmung
		— 85°	ventral-konvexe-Krümmung, daneben Krümmung aus der Ebene
		82°	

Die Versuche zeigen, daß (vgl. Abb. 5) von 86° an Konkavkrümmungen auftreten: die Epinastie wird schon sehr bald durch den die ventralkonvexe Krümmung hervorrufenden Schwerereiz überwunden, das Blatt versucht dann wieder seine normale klinotrope Lage einzu-

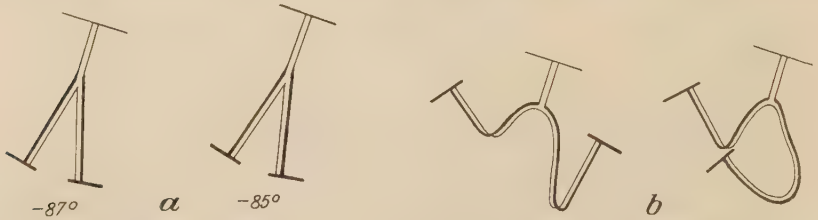

Abb. 5. Rechter Blattstiel in —87°- und —85°-Lage. *a* Anfangs-, *b* Endstellungen.

nehmen. Die labile Gleichgewichtslage für *Tropaeolum maius* liegt also bei —86 bis —87°. Erfolgt eine ventralkonvexe Krümmung, so tordiert der andere Blattstiel wie bei den Inversversuchen und dreht somit die

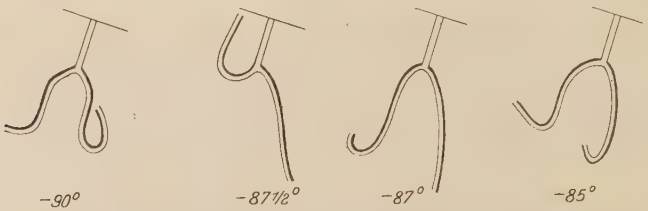

Abb. 6. Spreitenlose Blattstiele, Endstellungen. Die Winkel geben die Neigungslage der rechts liegenden Blattstiele bei Versuchsbeginn an.

Spreite nach außen. Bei dorsalkonvexer Krümmung tordieren beide Stiele.

Auch bei den dekapitierten Objekten ist die labile Gleichgewichtslage deutlich bei —86° bis —87° feststellbar. Die freien Blattstielenden bleiben in den Lagen —86° bis —87° fast unverändert, aus den anderen Lagen krümmen sie sich wie bei den Inversversuchen sehr stark oft mit Schleifenbildung auf. (Abb. 6.)

c) *Schlußfolgerungen.*

Aus den Stellungsversuchen ist folgendes zu schließen: Während sich bei *Coleus* nur die Spreite als transversalgeotrop, der Stiel aber als ageo-

trop erwiesen, haben wir es bei *Tropaeolum* mit einem stark negativ geotropen Stiel zu tun, der das ganze Blatt dirigiert, während die Spreite nur einen Einfluß auf die genaue Erreichung der Endstellung hat, so zwar, daß sie sich annähernd horizontal (etwa -10^0) orientiert. Es ergibt sich nun die Frage, ob die normale Schrägstellung des Blattstieles eine Resultierende aus negativem Orthogeotropismus und einer inhärenten dauernden Epinastie ist, oder ob negativer Klinogeotropismus vorliegt. Im letzteren Falle wäre zu untersuchen, ob sich dieser aus einem Zusammenwirken rein negativer und positiver Tendenzen im Sinne Lundegårdhs erklärt, wobei eine Längskomponente für den Endwinkel bestimmend sein müßte, oder ob „echter" Klinogeotropismus vorliegt.

Hier soll die Frage vorläufig nur soweit besprochen werden, als die vorhergehenden Versuche Entscheidungen gestatten.

Das Gemeinsame aller dieser Versuche besteht zweifellos darin, daß die Blätter bei jeder Art von Desorientierung im Dunkeln ihre Ausgangsstellung wieder zu erreichen versuchen, und daß sie diese Stellung, wenn man den Versuch lange genug fortführt, auch erreichen. Ein epinastischer Faktor kann die Bewegung beschleunigen oder hemmen, aber ihr Endziel nicht unterdrücken.

Im ersten Versuch (a Blattstiele horizontal nebeneinander = Flankenstellung) sind die geotrope und die nastische Ebene zueinander gekreuzt, die Tendenzen können sich also frei auswirken. Der Gabelwinkel erweitert sich epinastisch, doch beschränkt sich dieser Vorgang bald auf die basalen Partien. Einige Zentimeter über der Basis entsteht ein Knick, von welchem an die Stiele geotrop reagieren. Die nastische Bewegung kann eine durch die Lageänderung induzierte Epinastie oder ein nachwirkender positiver Geotropismus im Sinne Lundegårdhs sein. Letzteres ist äußerst unwahrscheinlich; denn wenn die untere Stielpartie noch geotropisch beweglich ist, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht gleich der oberen eine negative Krümmung ausführt. In diesem oberen Teil müßte ja auch die positive Tendenz nachwirken, es ist aber nichts davon zu bemerken und so wird man an ihr Vorhandensein im unteren Teile auch nicht glauben wollen. Es sind hier vielmehr die Bewegungszonen für die beiden Tendenzen getrennt. Der untere Teil reagiert nastisch, der obere tropistisch. Dasselbe findet sich an aufrechten Pflanzen, die plötzlich aus starkem diffusem Licht ins Dunkle übertragen werden. In diesem Falle finden sich unten Photonastie und oben (vom Knick an) Geotropismus.

Der Gabelwinkel erweitert sich beim Horizontallegen auch bei solchen Pflanzen, die schon längere Zeit im Dunkeln aufrecht standen, also ihre photonastische Bewegung bereits beendet haben. Da nun nachwirkender positiver Geotropismus nicht angenommen werden kann, handelt es sich um eine durch Lageänderung induzierte Nastie, die man als Geonastie

bezeichnen müßte. Es ist durchaus nicht richtig, wenn in letzter Zeit manchmal behauptet wurde, es sei eine vorwiegend terminologische Differenz, ob Geoepinastie oder positiv geotrope Nachwirkung angenommen werde. Im ersteren Falle ist Reizursache das Aufhören des früheren Reizzustandes, und die Bewegung ist in ihrer Richtung zur Pflanze unverrückbar — eben eine Nastie —, im anderen Falle liegt die Reizursache in der vorhergehenden Exposition, und die Bewegung müßte immer der vorangegangenen in der Richtung entgegengesetzt sein.

Nunmehr wäre noch das geotrope Verhalten der oberen Partien der Blattstiele zu besprechen. Es muß zunächst daran erinnert werden, daß in der Flankenstellung die *symmetrischen* Längshälften des Blattstieles oben und unten liegen, wobei die Spreiten„spitzen" nach außen gekehrt sind. Blätter mit Spreiten gehen schließlich bei der Aufrichtung etwa soweit über die Vertikale hinaus, als dem normalen Neigungswinkel entspricht, solche ohne Spreiten meist noch etwas weiter.

Der Versuchserfolg ist zweifellos überraschend. Da die Hälften symmetrisch sind, würde man viel eher ein Einrücken in die Vertikalstellung, als in eine schräge Lage erwarten; wenn aber eine solche angestrebt wird, ist schwer einzusehen, warum die Stiele nicht bereits in gleicher Schräglage vor der Vertikalen stehen bleiben. Das Überschreiten der Vertikallage kann keinesfalls eine positiv geotrope Nachwirkung sein, diese könnte ja nur in der dazu senkrechten Ebene auftreten. Die einfachste Deutung ist jedenfalls die, daß die Blattstiele, wenn die Flanken nicht normal seitlich, sondern oben und unten liegen, auch in dieser Ebene dorsiventral durch Induktion werden. Dies dauert aber eine gewisse Zeit. Daher wird die erste Schräglage überschritten, und der Stillstand tritt erst in der zweiten Schräglage ein. Die Stiele sind dann neuerdings klinogeotrop orientiert, wobei zunächst unentschieden bleibt, ob das „echter" Klinogeotropismus ist, oder ob eine Stellung vorliegt, die aus positivem und negativem Geotropismus mit regulierender Längskraft resultiert.

Der größere Winkel dekapitierter Blätter weist darauf hin, daß auch der Spreite ein regulierender, die genaue Endlage bestimmender Einfluß zukommt.

Betrachten wir nunmehr den Versuch, in welchem die Pflanze so horizontal gelegt wird, daß die Blattstiele übereinander liegen (b). Beide Blattstiele krümmen sich nach oben. Der obere geht in der Bewegung voraus, was leicht verständlich ist, weil an ihm Geotropismus und Epinastie gleichsinnig wirken, im Gegensatz zum unteren, bei welchem der Geotropismus die Epinastie überwinden muß. Nach 20 Stunden befinden sich die Blätter etwa in ihrer Normalstellung. Das obere Blatt hat die Vertikale etwas überschritten, das untere hat die Bewegung etwas vor der Erreichung der Vertikallage eingestellt. Die epinastische Tendenz kann also die Bewegung verzögern, aber nicht aufhalten. Umgekehrt wie bei

Coleus überwiegt der Geotropismus hier weit die Epinastie. Diese kommt wieder nur im basalen Abschnitt der Stiele deutlich zum Ausdruck. Hier wird der Gabelwinkel erweitert, und darüber entstehen Knickstellen. Auch bei diesem Versuch zeigt sich (und zwar noch viel deutlicher wie bei früheren) der dirigierende Einfluß der Spreite. Ohne solche geht nämlich auch der untere Blattstiel über die Vertikale hinaus und liegt schließlich, dem oberen Stiel parallel, schräg. In den Versuchsreihen a und b wird der Gabelwinkel dekapitierter Blätter viel weniger erweitert, als an Blättern mit Spreiten. Man muß also annehmen, daß der epinastische Effekt zum Teil von der Spreite bewirkt wird.

Pflanzen, deren fixierte Achsen um 45^0 geneigt werden und solche, deren Achsen um 135^0 geneigt werden, wobei diese in die Lage -45^0 gelangen (Versuch c) verhalten sich im Prinzip wie horizontal gelegte. Der untere Teil des Blattgabelwinkels klafft weit epinastisch auseinander, die apikalen Teile der Stiele sind mit scharfem Knick aufgerichtet, die oberen Teile mit den Spreiten gelangen annähernd in die Ausgangslage. Epinastie und Geotropismus verlaufen also ganz getrennt und wieder wird man sagen müssen, daß es sich im unteren Teil um eine neu induzierte Geonastie handelt; denn, wäre es nachwirkender positiver Geotropismus, so müßte sich dieser auch im apikalen Teil bemerkbar machen.

Betrachten wir die Inversversuche (d), so finden wir, daß sich Blätter mit und ohne Spreiten sehr verschieden verhalten. Erstere spreizen im unteren Teil epinastisch auseinander, der Winkel wird nicht größer als in den früheren Fällen. Nur die apikalen Teile richten sich im Bogen auf, sie erreichen aber die Vertikale nicht, sondern *tordieren* und bleiben etwa im Normalwinkel stehen. Aus dem Bogen entwickelt sich später meist wieder eine deutliche Knickstelle. Die spreitenlosen Stiele hingegen krümmen sich über die Vertikale hinaus und setzen ihre Krümmung meist solange fort, daß Schleifen entstehen. Hier wird der dirigierende Einfluß der Spreite ganz deutlich. Was aber den Stiel zur dauernden Krümmung veranlaßt, bleibt unklar. Wahrscheinlich liegt hier nicht nur Geotropismus, sondern auch Epinastie vor, die sich aus der dauernden extremen Desorientierung ergibt.

In einer weiteren Versuchsreihe (e) wurden Töpfe so geneigt, daß ein Blatt vertikal stand. Der Winkel zwischen Blatt und Achse betrug z. B. auf jeder Seite 20^0. Bei einer Achsenneigung um denselben Winkel befand sich dann ein Blatt in der senkrechten, das andere in einer um 40^0 geneigten Lage. Der Erfolg war der, daß sich die Blätter gleichsinnig bewegten. Das aufrechte Blatt bewegte sich in seine Ausgangslage zurück. Das gesenkte Blatt hatte in seiner Bewegung gegen die Epinastie anzukämpfen, erreichte aber nach 20 Stunden trotzdem die Ausgangslage bis auf 5^0.

Orientiert man schließlich die Pflanzen so, daß ein Blattstiel hori-

zontal liegt (Versuchsreihe f), so kann dies so geschehen, daß die Dorsalseite (Oberseite) oben oder unten liegt. Im letzten Fall wirken Epinastie und Geotropismus gleichsinnig, im ersten gegensinnig. Das Blatt, das seine Oberseite nach unten kehrt, krümmt sich solange, bis es die Normallage (20° über die Vertikale hinaus) erreicht hat. Das andere Blatt bleibt in einem ähnlichen Winkel vor der Vertikalen stehen, wie wir es ja auch in dem Versuch mit geneigten Hauptachsen fanden, ist also auch normal orientiert. Im gleichen Versuche Heilbronns bewegte sich ein abgeschnittenes Blatt, das — Oberseite nach oben gekehrt — horizontal lag, epinastisch nach unten und erst nach drei Tagen wieder geotropisch aufwärts. Heilbronns Versuchsrasse muß also eine viel ausgeprägtere Epinastie besessen haben als meine.

d) Die labile Ruhelage.

Einen Weg, die Größe der Epinastie im Vergleich zum Geotropismus zu bestimmen, hat Kniep gezeigt, nämlich die Bestimmung der labilen Ruhelage. Sie lag bei seinem Objekt (*Lophospermum*) in einem Winkel zwischen —112 bis —120°.

Um für mein Objekt die labile Ruhelage zu finden (Versuchsreihe g), wurden Pflanzen zunächst so orientiert, daß ein Blattstiel genau nach abwärts zeigte (—90°). Es erfolgte dorsal-konvexe, epinastische Krümmung. Nun wurde das Verhalten anderer Stiele in den Lagen —87$^1/_2$°, —87°, —86°, —85° ausprobiert. Schon von —86° an entstanden ventral-konvexe, hyponastische Krümmungen. Ein Verharren des Blattes in der labilen Ruhelage wurde nie beobachtet, vielmehr stets Reaktion, die im weiteren genau so verläuft wie bei den Inversversuchen. Etwas anders verhielten sich aber Blätter nach Entfernung der Spreite. Auch sie krümmten sich zwischen —90° und —87$^1/_2$° epinastisch und ab 85° hyponastisch, zwischen —87° und —86° blieben sie aber mehrfach ungekrümmt. Die Blattstiele verhalten sich also ähnlich wie die Zweige von *Tradescantia viridis* nach Rawitscher. Dieser fand die stabile Neigungslage bei +70°, die labile bei —70°; bei *Tropaeolum* liegen die entsprechenden Winkel bei etwa +75° und —86°, die Winkel sind hier also nicht ganz gleich. Der Bereich der hyponastischen, ventral-konvexen Krümmung beträgt 161°, der der epinastischen 199° (Abb. 7). In der labilen Gleichgewichtslage heben sich die epinastische und die geonegative Tendenz auf, somit wäre $E = G \cdot \sin 4^0$; tatsächlich erweist sich ja bei diesem Objekt im Gegensatz zu *Coleus* die Epinastie schließlich immer viel schwächer als der Geotropismus. Es ist indessen sehr unwahrscheinlich, daß die Beziehungen so einfach liegen, wie es die obige Formel ausdrückt. Die Größe der Epinastie aus der Normalstellung also dem Neigungswinkel 15° abzuleiten, ist nicht zulässig, da es unbewiesen ist, daß die Epinastie in dieser Stellung überhaupt mitwirkt.

Ich habe, wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, die labile Ruhelage für den *Blattstiel* ausfindig zu machen versucht, da nach den Vorversuchen anzunehmen war, daß die Lage des Stieles für die Bewegung maßgebend ist. Der Versuch hat diese Annahme bestätigt, denn spreitenlose Stiele zeigen die gleiche labile Ruhelage, wie ganze Blätter. KNIEP ging bei seinem Objekt von der Überzeugung aus, daß die Orientierung durch die Lamina bestimmt würde und ein eventuell vorhandener Geotropismus des Stieles belanglos sei. Als Beweis hierfür führt er aber nur an, daß sich die Blätter stets in die Horizontallage einstellen, auch wenn die Neigung des Stieles etwas wechselt. Das ist auch bei *Tropaeolum* der Fall, bei welchem die Lage der Spreite (etwa -10^0) gleichbleibt, ob nun der Stiel selbst gegen die Vertikale um 10 oder 15^0 geneigt ist. Wir sahen, daß die Spreite nur die letzte Endstellung reguliert, insbesonders Überkrümmungen verhindert. So wäre es — wie auch RAWITSCHER (S. 96) bemerkt — doch möglich, daß auch bei *Lophospermum* der Blattstiel eine wichtige Rolle spielt. Schon RAWITSCHER berechnete aus KNIEPS Angaben, daß der Blattstiel die stabile Ruhelage bei $+60^0$, die labile bei -65^0 hat. Das stimmt bemerkenswert mit meinen Versuchen überein, in denen sich für *Tropaeolum*-Blattstiele die Werte $+75$ und -86^0 ergaben, wobei auch hier der labile Wert höher ist, als der stabile. Die stabile Ruhelage der Spreite ist für *Tropaeolum*, wie bemerkt, etwa -10^0, die Lage der Spreite in der labilen Ruhelage ist — wie leicht zu errechnen — -171^0 (die Spreite liegt invers 9^0 unter die Horizontale gesenkt). Bei *Lophospermum* betragen die entsprechenden Winkel 0^0 und 115^0, von dieser Seite her betrachtet ist die Übereinstimmung eine viel schlechtere. Es muß aber auch gesagt werden, daß schwer verständlich ist, warum bei *Lophospermum* die Lage -115^0, bei der negativer Geotropismus und Epinastie gleichsinnig wirken (vgl. das Schema von RAWITSCHER I, S. 68), zu einer ventral-konvexen Krümmung führen solle. Nur die Blattstiellage macht dies klar.

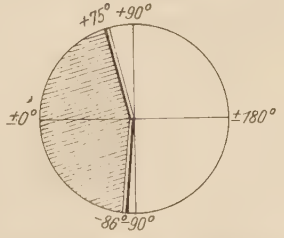

Abb. 7. Schema der Reaktionen von *Tropaeolum*-Blattstielen. $+75^0$ = stabile Ruhelage, -86^0 = labile Ruhelage. In der schraffierten Zone erfolgt ventralkonvexe Krümmung, in der weißen dorsalkonvexe. Die Unterseite des Blattstiels ist durch eine dickere Linie angedeutet.

Wie ist nun nach diesen Versuchen die Normallage zu deuten? Handelt es sich um Klinogeotropismus oder um negativen Geotropismus mit dauernd gegenwirkender Epinastie? Alles spricht für die erste Annahme, und *Tropaeolum* erweist sich für diese Beweisführung deshalb besonders geeignet, weil sich auf verschiedene Weise Epinastie und Geotropismus am Blattstiel räumlich trennen lassen. Die Epinastie kann dabei schwerlich nachwirkender positiver Geotropismus sein. Dies beweist z. B. der

einfache Flankenstellungsversuch. Auch hier kommt es zur klinotropen Lage, dabei kann aber unmöglich der vorher induzierte „positive Geotropismus" auf die Flanke gewandert sein; er könnte höchstens neu erworben sein. Die Epinastie erscheint nur nach Desorientierung aus der schrägen Normallage. Es liegt also Klinogeotropismus vor, wobei vorläufig unerörtert bleiben soll, ob er „echt" ist oder ein Kombinationseffekt aus positivem, negativem Geotropismus und Längskraft.

c) Epinastie.

a) Klinostatenversuche.

Zur weiteren Klärung wurden die Pflanzen in verschiedener Weise kontinuierlich und intermittierend am Klinostaten rotiert. Zur Anwendung kam ein Pfefferscher Klinostat mit dem Fittingschen Zubehör für intermittierende Reizung und ein im Rostocker Institut von Hennings konstruierter Apparat.

Zunächst wurden Pflanzen kontinuierlich so rotiert, daß ihre Achse in die Verlängerung der horizontalen Klinostatenachse fiel. Die Stiele der Primärblätter reagierten sehr bald epinastisch. Nach 24 Stunden war der Gabelwinkel um durchschnittlich 100° erweitert. Dann kam es im oberen Teile zu Überkrümmungen, die auch nach drei Tagen nicht zurückgingen.

Die Blätter durchlaufen bei der Rotation zwei seitliche (Flanken-) stellungen, aus welchen reine Epinastie resultiert, ferner die Stellungen oben und unten. Aus diesen Lagen ergibt sich durch Summation eine geotrope Bewegung, die gleichfalls dorsal-konvex ist, sich also mit der Epinastie summiert.

Bewiesen wird dies dadurch, daß man Pflanzen vergleicht, die intermittierend nur in den beiden Flankenlagen gereizt werden. Der epinastische Gabelwinkel ist nach 24 Stunden kleiner, seine Vergrößerung beträgt nur zwischen 80 und 100°. Der Winkel bleibt auch nach 3 Tagen bestehen, eine Erweiterung mit Überkrümmung wurde nur in einem einzigen Fall beobachtet. Reine Epinastie hat also geringeren Ausschlag, als bei kontinuierlicher Rotation zu beobachten ist. Die stärkere Winkelzunahme bei letzterer ist somit auf Geotropismus zurückzuführen.

Noch schöner läßt sich dies darstellen, wenn man intermittierend so reizt, daß nicht die Flankenstellungen (Blattstiele horizontal) abwechseln, sondern, daß die Blattstiele in vertikaler Ebene übereinander liegen. Der Achsenwinkel erweitert sich im basalen Teile jetzt nur um 40° (nach 24 Stunden), die apikalen Teile überkrümmen sich aber so stark, daß die Spreitenoberflächen dem Klinostaten zugekehrt werden; dies ist ein geotroper Vorgang, jener ein nastischer (Abb. 8). Der letztgenannte Versuch bedarf noch einer näheren Besprechung. Bei der gewählten Versuchsanordnung befinden sich die Blattstiele anfangs abwechselnd in den

Lagen $+165^0$ (Oberseite nach unten gekehrt) und -15^0 (Oberseite nach oben gekehrt). Aus der ersten Lage allein ergibt sich eine dorsal-konvexe, aus der zweiten allein eine ventral-konvexe Krümmung.

Wenn wir nun die Stellungen $+165^0$ und -15^0 durch intermittierende Rotation wechseln lassen, so ergibt sich folgendes: Es tritt Epinastie ein, die Blattstiele entfernen sich weiter von der Horizontalen. In der oberen Lage ändert sich prinzipiell nichts, da bis $+75^0$ auch an befestigten Pflanzen nur dorsal-konvexe Krümmungen auftreten. In der unteren Lage aber sucht das Blatt sich bis zur Lage -86^0 *ventral*-konvex zu krümmen. Daß die Dorsalkrümmung siegt, wird man daraus erklären wollen, daß sich zu ihr oben die Epinastie addiert, während diese unten zunächst gegen die ventrale Krümmung angreift. Ist das Blatt aber unten über die Lage -86^0 hinausgelangt, so erfährt es hier auch einen *geotropen* Impuls zur *Dorsal*krümmung. Es müssen sich also zwei geotrope dorsale Tendenzen und die Epinastie summieren, die Krümmung muß plötzlich noch viel stärker werden als früher, wo aus der unteren Lage eine *ventral*-konvexe geotrope Krümmung gegenarbeitete. Daß die Überkrümmung nicht noch weiter fortschreitet, erklärt sich daraus, daß bald darauf unten die Lage -105^0 erreicht wird, die oben $+75^0$ entspricht. Jede Weiterkrümmung hat in der oberen Lage eine gegenwirkende Konkavtendenz zur Folge, die das Ganze hemmt. Die Epinastie allein erweitert den Gabelwinkel besonders bei intermittierender Reizung lange nicht so stark. Die Schlußbewegungen sind also geotrop.

Abb. 8. Endstellung nach intermittierender Rotation, wobei die Blattstiele in vertikaler Ebene abwechselnd oben und unten liegen.

Der Versuch beweist, daß die oberen Lagen die stärkeren geotropen Reizlagen sind. Würden sich nämlich wie bei einem radiären Organ die Reizlagen kompensieren, so dürfte die Gesamtdorsalkonvexkrümmung nicht größer sein als die epinastische aus der Flankenlage. Durch den Versuch ist die Summation der zu einer geotropen dorsal-konvexen Krümmung führenden Impulse erwiesen. Daß die basale epinastische Erweiterung des Gabelwinkels nur 40^0 beträgt, ist durchaus verständlich, da die Pflanze ja, im Gegensatz zu der Flankenlagenkombination einen geotropen Orientierungsfaktor besitzt. Sie verhält sich im Basalteil also so wie in den anderen Fällen, in welchen die Möglichkeit eines getrennten Verlaufes von Geotropismus und Epinastie besteht. Der apikale Teil des Blattstieles strebt seine normale Endlage an, das ist die Lage $+75^0$; er erreicht sie, wenn das Stielende sich soweit zurückkrümmt, daß es um 15^0 die Vertikale überschreitet. Die epinastische Tendenz sucht diesen Winkel zu vergrößern und vergrößert ihn auch etwas; dadurch aber, daß die Erweiterung des Gabelwinkels eingeschränkt wird, kommt es nicht zu noch

stärkeren Überkrümmungen. Bei der kontinuierlichen Rotation kommt der rein epinastische Faktor aus den Flankenlagen hinzu und die geotropen Reizzeiten werden vermindert; daraus erklärt sich der andersartige Versuchsausfall, nämlich die viel stärkere Vergrößerung des Gabelwinkels an der Stielbasis.

Noch weiter können wir in die Verhältnisse eindringen, wenn wir die Pflanzen nun auch an horizontaler Achse so rotieren, daß die Pflanzenachse senkrecht zur Klinostatenachse steht, und dabei die Pflanzen in den beiden Horizontallagen in Flankenstellung liegen, hier also die Blattstiele *nebeneinander* liegen. Aus diesen beiden Flankenlagen muß reine Epinastie resultieren. Die weiteren Hauptlagen sind dann die senkrechte und inverse Stellung der Pflanze; dabei stehen in der ersteren die Blattstiele anfangs in der normalen 75°-Stellung, in der zweiten in der Stellung —105°. Aus der ersten ergibt sich also kein geotroper Krümmungsimpuls, aus der zweiten eine dorsal-konvexe Krümmung. Diese müßte sich zur Epinastie addieren. In Wirklichkeit verhalten sich die Pflanzen aber so, daß zwar zuerst eine epinastische Erweiterung des Gabelwinkels eintritt, die nach 10—15 Stunden etwa 40° beträgt; dann erfolgt Stillstand der Bewegung und ab 24 Stunden oder etwas später tritt wieder meist in $4\,^1/_2$ cm Höhe eine deutliche Knickstelle auf, wodurch die Stielenden etwa in ihre Normalstellung gebracht werden (Abb. 9). Demnach sieht eine Pflanze in dem Moment, wo sie bei der Rotation aufrecht steht, genau so aus, wie eine Pflanze, die nach Verdunkelung erst photonastisch reagierte und die apikalen Stielteile darauf wieder geotrop aufrichtete. Es sei nochmals ausdrücklich bemerkt, daß in allen Versuchen Pflanzen verwendet wurden, die bereits 24 Stunden im Dunkeln verweilt hatten, also ihre photonastische Bewegung schon hinter sich hatten[1]. Das Verhalten der Pflanzen ist folgendermaßen zu verstehen: Zunächst gibt die aufrechte Stellung der Pflanzen keinen geotropen Reiz ab; da nun aber die dorsal-konvexe epinastische Krümmung beginnt, kommt sie hier in Stellungen zwischen +75° und 0°, diese geben Anlaß zu einer ventral-konvexen Krümmung, die sich ab 24 Stunden durchsetzt und die epinastische + dorsal-konvex-geotrope Tendenz überwindet, und zwar so

Abb. 9. Endstellung nach Rotation senkrecht zur Klinostatenachse in dem Moment, in welchem die Pflanze aufrecht steht. Die Klinostatenachse liegt parallel zum unteren Horizontalstrich.

[1] Voraussetzung für das Gelingen dieses sowie überhaupt aller Versuche, bei welchen die Pflanzen während mehrerer Tage im Dunkeln weilen, ist, daß die Wachstumsfähigkeit der Blattstiele erhalten bleibt. So krümmten sich z. B. im oben beschriebenen Versuch manche Pflanzen nur epinastisch, die Blattstiele blieben kurz, wurden dicker und ergaben in diesem Zustande aus keiner Lage heraus mehr eine geotropische Krümmung.

stark, daß im apikalen Teil schließlich nichts mehr davon bemerkbar ist. Die Schlußlage stimmt entweder wieder mit der $+75^0$-Stellung überein oder ist gegen sie etwas im Plus- oder Minussinn verschoben. Aus diesem Versuch ergibt sich also die Fähigkeit zur Summation von geotropen Impulsen, die zu einer ventral-konvexen Krümmung Anlaß geben. Um nun zu erkennen, welchen Anteil an der ersten dorsal-konvexen Krümmung die Epinastie und welchen der Geotropismus hat, wurde die Inversstellung fortgelassen. Dies ist mit dem von HENNINGS konstruierten Apparat möglich, der die Kombination von drei Lagen bei intermittierender Reizung gestattet. Die Pflanzen waren wie früher senkrecht zur Klinostatenachse orientiert und verweilten jeweils je $^1/_2$ Stunde in antagonistischen Flankenlagen und darauf 1 Stunde in der Normallage. Nach 8 Stunden hatte sich der Gabelwinkel um 30^0 erweitert, nach 24 Stunden um 60^0; von nun ab begannen die apikalen Teile die geotrope Rückkrümmung, die wie bei der kontinuierlichen Rotation verlief. Daraus folgt, daß die dorsale Krümmung im wesentlichen durch die Epinastie bestimmt wird; der Gabelwinkel war hier sogar etwas größer geworden als im früheren Versuch, was wahrscheinlich durch das lange Verweilen in den Flankenlagen bewirkt wird. Für diese Erklärung spricht folgender Versuch aus einer Reihe, in der die Expositionszeiten abgekürzt wurden. Die Pflanzen befanden sich in den Flankenlagen je 10 Minuten, in der Vertikalstellung 20 Minuten. Letztere wurde also sozusagen nur vorübergehend gestört. Das Ergebnis war, daß nach 8 Stunden nur eine eben merkliche Epinastie auftrat. Verweilt die Pflanze also intermittierend nur kurze Zeiten in den Flankenlagen, so erfolgt keine epinastische Bewegung mehr.

Dieser Versuch ist aber auch für das ganze Problem sehr wichtig. Ist man nämlich der Auffassung, daß die Normallage durch gleichzeitig wirkende Epinastie und negativen Geotropismus bedingt ist, so ist die epinastische Tendenz während der *ganzen* Versuchszeit vorhanden, gleichgültig ob der Aufenthalt in den Flankenlagen kurz oder lange dauert. Dann wirkt in beiden Versuchen während der ersten 8 Stunden die Epinastie dauernd, der negative Geotropismus aber nur in der aufrechten Lage, also während 4 Stunden. Somit müßte in beiden Fällen der gleiche Effekt eintreten, das Überwiegen der Epinastie. Das ist aber nicht der Fall, Epinastie tritt auf, wenn die Pflanzen 8mal $^1/_2$ Stunde in den Flankenlagen weilen, nicht aber, wenn sie 24mal 10 Minuten sich in diesen befinden, obwohl die Zeitsummen gleich, nämlich 4 Stunden, sind. Die einfachste Erklärung hierfür ist, daß Epinastie in der Normallage nicht vorhanden ist, daß sie vielmehr nur in den Flankenlagen auftritt, also durch diese Desorientierung induziert wird. Ferner, daß es keine Summation kurzer epinastischer Impulse gibt, und daß deren „Präsentationszeit" ungefähr bei 10 Minuten erreicht wird.

Wollte man eine Erklärung im Sinne LUNDEGÅRDHS versuchen, so

müßte man die geotrope Nachwirkung in den Flankenlagen heranziehen und annehmen, daß in $^1/_2$ Stunde die negative Tendenz so weit abklingt, daß die langsamer schwindende positive sich auswirken kann, und daß das in 10 Minuten noch nicht der Fall ist. Gegen diese Annahme spricht, daß, sobald die epinastische („positiv geotrope") Bewegung beginnt, die Blattstiele in eine Reizungslage gelangen, die in der aufrechten Stellung zur ventral-konvexen (negativ-geotropen) Krümmung Anlaß gibt. Diese Krümmung tritt tatsächlich im oberen Teil des Stieles etwas später auf und wird vollkommen. Das dürfte nach Lundegårdh aber niemals eintreten, es müßte — wenn überhaupt — so stets die geopositive Nachwirkung die negative Tendenz überwinden, also eine rein epinastische Bewegung erfolgen. Jedesmal, wenn die Pflanze 1 Stunde aufrecht steht, wird ja neuer Geotropismus induziert. Sein positiver Anteil müßte dann in den Flankenlagen nachwirken und die negative Tendenz überwinden. Man kann auch nicht etwa sagen, daß die positive Tendenz in der Stunde, während welcher die Pflanze aufrecht steht, noch nicht induziert ist. Die Blattstiele bleiben etwa 15° vor der Vertikalen stehen; das soll aber nach Lundegårdh gerade das Ergebnis einer positiv geotropen Komponente sein; gibt es also eine solche überhaupt, so ist sie bei unserer Pflanze in 1 Stunde schon voll wirksam und müßte in neuerlicher Flankenstellung nachwirken, also zu dorsal-konvexer Krümmung führen.

Wir dürfen somit als erwiesen betrachten, daß die Epinastie erst durch die Desorientierung induziert wird, somit eine Geonastie ist; inwieweit diese Bezeichnung berechtigt ist, soll später noch erörtert werden.

Die Epinastie hat also mit der schrägen Normallage nichts zu tun; dies hatte ja auch der einfache Versuch gezeigt, in dem horizontal gelegte Pflanzen im unteren Teil epinastisch reagieren, im oberen klinogeotrop.

Der Klinogeotropismus der Blattstiele kann selbst wieder verschieden erklärt werden. Er kann „echt" sein, d. h. es ist möglich, daß ein Seitensproß auf Grund der Perzeption sich schräg einstellt, sowie ein euphotometrisches Laubblatt sich senkrecht zum Licht orientiert. Der Klinogeotropismus kann aber auch durch das Zusammenwirken von mehreren Komponenten bewirkt sein, z. B. einer positiven und einer negativen im Sinne Lundegårdhs, wobei die geotrope Längskraft es bedingen müßte, daß sich die beiden Komponenten nur in der Normallage (+ 75°) kompensieren. Im oberen Quadranten würde dann in den Lagen + 90° bis + 75° die positive Tendenz überwiegen, weiter gegen die Horizontale zu die negative. Es kann aber auch nur rein negativer Geotropismus vorliegen, der in der Lage + 75° (Normallage) eben durch die Längskraft kompensiert wird. Besondere Versuche zur Klärung dieser Frage wurden nicht angestellt, sind aber geplant. Man müßte zu diesem Zweck die beiden Flankenlagen mit verschiedenem Neigungswinkel abwechseln lassen, wie dies schon Kniep und Rawitscher getan haben. Da es für *Tropae-*

olum möglich ist, die Größe der Epinastie zu erfassen, nämlich die Größe des rein epinastischen Gabelwinkels bei ausschließlich epinastischer Reizung in den Flankenlagen, kann jede Veränderung dieses Winkels, die durch zwischen geschaltete geotrope Reizstellungen bewirkt wird, als rein *geotroper* Vorgang gewertet werden. So wäre es also möglich, das rein geotrope Verhalten in den verschiedenen Lagen festzustellen.

Meine Versuche sprechen gegen die Annahme Lundegårdhs. Die einfachste Erklärung für die Plagiotropie der *Tropaeolum*-Blattstiele ist die, daß ein rein negativer Geotropismus vorliegt, den die geotrope Längskraft im Normalwinkel kompensiert. Die Rückkehr in diesen Winkel aus den Lagen zwischen $+75^0$ und $+90^0$ ist nicht durch positiven Geotropismus bedingt, sondern durch die bei jeder Lageveränderung auftretende Epinastie. Daß diese den Ausschlag gibt, erklärt sich daraus, daß die geonegative Tendenz in diesem Bereich durch die Längskraft kompensiert wird.

b) Narkoseversuche.

Nachdem es Möller gelungen war, bei *Coleus* auch in der Normalstellung Epinastie durch Narkose zu erzielen, wurden entsprechende Versuche auch mit *Tropaeolum* angestellt. Als sehr gutes Narkotikum erwies sich nach einigen Vorversuchen Äther. Die Versuchspflanzen befanden sich in Töpfen auf Glasplatten unter Glasglocken von $8^1/_2$ l Inhalt. Der untere Glockenrand wurde mit Vaseline mit der Glasplatte luftdicht verbunden. Wurde ein Wattebausch mit Äther unter die Glocke gebracht, so ergaben sich folgende Reaktionen:

a) Pflanze aufrecht. 20 Tropfen Äther.

Ausgangswinkel	Vergrößerung des Gabelwinkels: Winkel nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 8 Stunden Ätherbehandlung	nach 24 Stunden Ätherbehandlung
25^0	50^0	Beginn der Epinastie	115^0

Geotroper Winkel über dem Knick nach 24 Stunden Ätherbehandlung beiderseitig $+70^0$.

b) Pflanze horizontal. Blattstiele nebeneinander (Flankenstellung). 35 Tropfen Äther.

Ausgangswinkel	Vergrößerung des Gabelwinkels: Winkel nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 12 Stunden Narkose in Horizontallage
30^0	39^0	85^0

Die Blattstiele sind im oberen Teil geotrop aufgekrümmt in der Lage $+85^0$.

c) Pflanze horizontal, Blattstiele übereinander (Vertikalstellung). 35 Tropfen Äther.

Ausgangswinkel	Vergrößerung des Gabelwinkels: nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 12 Stunden Horizontallage in Äther
30^0	40^0	90^0

Der obere Blattstiel liegt geotrop in der Lage $+40^0$, der untere in $+70^0$.

Die Ätherbehandlung hatte also Epinastie zur Folge. Daneben traten aber noch erhebliche geotrope Krümmungen auf, die ähnlich wie ohne Narkose, aber oft mit geringerem Ausmaß verliefen, woraus eine Schädigung des Geotropismus erkennbar ist. Stärkere Ätherdosen ergaben folgendes:

a) Pflanze aufrecht. 50 Tropfen Äther.

Ausgangswinkel	Erweiterung des Gabelwinkels nach 24 Stunden Vorverdunkelung	nach 3 Stunden Ätherbehandlung	nach 6 Stunden Ätherbehandlung	nach 20 Stunden Ätherbehandlung	nach 48 Stunden Ätherbehandlung
18°	35°	50°	65°	85°	85°

Die gleiche Pflanze, nach dem Versuch in Ätherluft horizontal gelegt, zeigt keine geotrope Krümmung; spreitenlose Blattstiele reagieren im Prinzip ebenso.

b) Pflanze horizontal, Blattstiele nebeneinander, Flankenstellung. 50 Tropfen Äther.

Ausgangswinkel	Erweiterung des Gabelwinkels 24 Stunden Vorverdunkelung (aufrecht)	4 Stunden aufrecht in Äther	12 Stunden horizontal in Äther
30°	40°	70°	untere Stielzone 70° obere Stielzone 180°

Kein Geotropismus.

c) Pflanze horizontal, Blattstiele übereinander (Vertikalstellung). 40 Tropfen Äther.

Ausgangswinkel	Erweiterung des Gabelwinkels 24 Stunden Vorverdunkelung	12 Stunden horizontal in Äther
25°	30°	untere Stielzone 50° obere Stielzone 180°

Kein Geotropismus.

In diesen Versuchen kam reine, starke Epinastie zum Ausdruck, es erfolgte keinerlei geotrope Krümmung, auch die unfixierte Hauptachse krümmte sich nicht mehr. Man kann also durch Äthernarkose bei entsprechender Dosierung den Geotropismus völlig ausschalten. Da — wie die Epinastie zeigt — die Stiele noch krümmungsfähig sind, kann nicht von Reaktionsunfähigkeit gesprochen werden, vielmehr ist die geotrope Suszeption unmöglich gemacht. Die Pflanzen sind völlig turgeszent und neigen zu starker Guttation. Die Spreiten aufrechter Pflanzen stehen senkrecht nach abwärts, was wohl so zu deuten ist, daß sie nur durch eigenen Geotropismus in ihrer fast transversalen Stellung gehalten werden. Tatsächlich ist die Jugendstellung der Spreite gleichfalls eine vertikale.

Versuchen wir nun aus dem Verhalten in Narkose Schlüsse zu ziehen, so kommen wir zu dem folgenden Ergebnis: Die epinastische Bewegung

kann kein nachwirkender positiver Geotropismus sein. Ich halte es für sinnwidrig, anzunehmen, daß die geotrope Sensibilität erlischt, der Orientierungssinn aufgehoben wird und trotzdem eine geotrope Orientierungsbewegung erfolgt, nämlich ein früherer geotroper Impuls noch richtunggebend nachwirkt. Die Epinastie in Narkose im Dunkeln ist vielmehr *bewirkt* durch das Aufhören der geotropen Suszeption oder Orientierungsmöglichkeit. Wenn wir nun eine nastische Bewegung nach Aufhören des Lichtreizes, also bei Verdunkelung, Photonastie nennen, so müssen wir eine solche nach Aufhören des Schwerereizes auch als Geonastie bezeichnen. Die Epinastie bei Desorientierung ist also in diesem Sinne eine Geonastie. Da es sich aber in beiden Fällen um Bewegungen nach *Ausschaltung* des Reizes handelt, kann man ebensogut sagen, daß die Blätter eine Autonastie besitzen, die verschwindet, wenn eine tropistische Orientierungsmöglichkeit vorhanden ist, und wieder auftritt, sobald diese nicht mehr vorhanden ist. Nehmen wir an, daß Wuchshormone vorliegen, so wandern diese in der normalen Schräglage des jungen Blattstieles allseits gleichmäßig, da der Stiel sich geradlinig verlängert. Man kann nun sagen, daß die durch die Narkose bewirkte Ausschaltung der Geosuszeption eine einseitige Verschiebung der Wuchsstoffe und damit Epinastie bewirkt; oder aber, daß bei diesem dorsiventralen Organ die einseitige Förderung der Normalzustand ist, den der Geotropismus aufhebt und zu einem Zustand allseits gleichen Wachstums abändert.

3. Quantitative Untersuchungen.

(Kompensationsmethode.)

1. Die zur Überwindung von Geotropismus und Epinastie erforderliche Lichtmenge.

a) Versuche.

Die Versuche wurden so angestellt, daß inverse Pflanzen, mit einer 100 HK-Lampe im Kalthaus mit Dunkelstürzen bedeckt, ausschließlich von unten beleuchtet wurden. Es erwies sich als unmöglich, die geotrope und epinastische Aufkrümmung sofort durch Phototropismus zu kompensieren. Selbst wenn die Lampe auf 30 cm genähert wurde, erfolgte die negative Aufkrümmung. Diese war in 10—12 Stunden etwa halb so weit fortgeschritten wie bei Inversversuchen ohne Beleuchtung. Nunmehr setzt eine phototrope Rückkrümmung ein. Befand sich die Lampe (Mitte der Birne) in 40 cm Entfernung vom Gabelwinkel, so mußte die Beleuchtung 24 Stunden dauern, um phototrope Einstellung zu erzielen. Wurde die Lampe aber auf 30 cm genähert, so genügten schon 15 Stunden. Eine Berechnung ergibt, daß die Lichtmenge in beiden Fällen annähernd die gleiche ist.

Um das Vorlaufen der geotropen Reaktion zu verhindern, wurden Blattstiele bis zu den Spreiten mit Bast an Stäbchen fixiert und in dieser

Bandage 24 Stunden beleuchtet. Am nächsten Tage blieb die Pflanze bei abgenommener Bandage rein phototrop eingestellt.

b) Schlußfolgerungen.

Auch bei *Tropaeolum* läßt sich zeigen, daß zur Kompensation von Geotropismus und Epinastie, wie sie aus der Inversstellung resultieren, eine bestimmte Lichtmenge erforderlich ist. Diese erzeugt einen Phototropismus von konstanter Größe, der der Summe aus Geotropismus + Epinastie schließlich das Gleichgewicht hält oder sie eben überwindet. Folglich muß auch diese Summe konstant sein. Nach Möller bleiben für die Epinastie zwei Möglichkeiten: „Entweder sie ist auch von konstanter Größe und wirkt, wie der Geotropismus, dem Phototropismus dauernd entgegen, oder sie wird ausgeschaltet, wenn wir die Pflanze einseitig von unten beleuchten. Trifft das erste zu, dann kompensiert ein Teil der Lichtmenge den Geotropismus, ein anderer Teil die Epinastie. Da zur Überwindung des Geotropismus eine konstante Lichtmenge erforderlich ist, müßte auch zur Überwindung der Epinastie eine konstante Lichtmenge nötig sein, anderenfalls könnte die Summe nicht konstant bleiben. Wird aber die Epinastie durch das Licht ausgeschaltet, so würde sich die Gültigkeit des Reizmengengesetzes daraus erklären, daß gleiche Lichtmengen gleichen Phototropismus induzieren und dieser die konstante geotrope Tendenz eben überwindet.“ Um dies zu entscheiden, wurden parallel zur Klinostatenachse befestigte Pflanzen von vorn beleuchtet.

2. Die zur Überwindung der Epinastie erforderliche Beleuchtung.

a) Versuche am dauernd rotierenden Klinostaten.

Die Pflanzen rotierten in horizontaler Lage an der Klinostatenachse und wurden von vorn (von der Achsenverlängerung her) beleuchtet. Es wurde die gleiche 100 HK-Lampe wie in den früheren Versuchen verwendet, ihre Entfernung betrug 40 cm von der Mitte der Birne bis zum Gabelwinkel. Die Pflanzen wurden erst im Dunkeln rotiert, bis schwache Epinastie auftrat (nach $2\,^1/_2$ Stunden Dauerrotation), dann wurde das Licht eingeschaltet und ausprobiert, wie lange es einwirken müsse, um einen Phototropismus zu induzieren, der die Epinastie eben überwindet. In einer größeren Anzahl von Versuchen waren übereinstimmend 2 Stunden Beleuchtung dazu erforderlich; das ist $^1/_{12}$ der Zeit, die bei den Inversversuchen nötig war. Wurde nun der Abstand der Lampe auf 60 und 80 cm erhöht, so reagierten die Blätter bei 60 cm in 2—$2\,^1/_2$ Stunden, bei 80 cm in $2\,^1/_2$—3 Stunden Beleuchtungsdauer phototrop bis zur Einstellung in die normale Lichtlage.

b) Versuche am intermittierenden Klinostaten.

Die Pflanzen wurden abwechselnd in beiden Flankenlagen exponiert und mit der gleichen Lampe von vorn beleuchtet. Da die geotrope

Summation, die im vorhergehenden Versuch mitwirkt, hier wegfällt, so war nach $2^1/_2$ Stunden Vorrotation die Krümmung nicht ganz so stark wie bei der Dauerrotation. Wurde nun die Beleuchtung eingeschaltet, so erfolgte „Kompensation" der Epinastie bei

40 cm Abstand in $1^3/_4$—2 Stunden,
60 „ „ „ 2 „
80 „ „ „ 2 „

c) Schlußfolgerungen.

Während bei *Coleus* am dauernd rotierenden Klinostaten die geotrope Komponente keine nennenswerte Rolle spielt, ersehen wir bei *Tropaeolum* aus dem Vergleich mit dem intermittierenden Klinostaten deutlich, daß sich bei der Dauerrotation ein geotroper Faktor mit beteiligt. Er macht sich dadurch bemerkbar, daß bei weiterer Entfernung der Lichtquelle eine längere Belichtungszeit zur Erreichung der Kompensation erforderlich ist. Hier wirkt also der Phototropismus gegen Epinastie und geotrope Summation.

Im Versuch b dagegen wirkt der Phototropismus ausschließlich gegen die Epinastie, und wir erhalten dasselbe Versuchsergebnis wie bei *Coleus:* Zur „Kompensation" der Epinastie ist nicht eine bestimmte *Lichtmenge* erforderlich, sondern eine gewisse *Beleuchtungsdauer*. Wäre die Epinastie wie der Geotropismus eine dauernd konstant wirkende Größe, so müßte auch zu ihrer Kompensation eine konstante Lichtmenge und ein durch sie induzierter Phototropismus von konstanter Größe erforderlich sein. Das ist nicht der Fall, und daraus folgt auch für *Tropaeolum*, daß es sich gar nicht um eine Kompensation der Epinastie handelt, sondern daß diese vielmehr bei Klinostatendrehung dann ausgeschaltet wird, wenn die Pflanze eine gewisse Zeit lang einseitig beleuchtet wird. Hat der neue Orientierungsfaktor, das Licht, eine gewisse Zeit lang gewirkt, so verschwindet die Epinastie: der epinastische *Zustand* ist überwunden.

Vorliegende Untersuchung wurde in den Jahren 1927—1930 durchgeführt. Die Versuche wurden insgesamt von mir vorgenommen, die Methodik von Professor VON GUTTENBERG angegeben, dem ich auch die Deutung der Versuche verdanke.

Am Schlusse der Arbeit möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor VON GUTTENBERG für seine stete Hilfe und sein reges Interesse an meiner Arbeit auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank abzustatten.

Literatur.

Haberlandt, G.: Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905. — **Heilbronn, A.:** Beiträge zum Epinastieproblem. Ber. dtsch. bot. Ges. **41** (1923).

— **Kniep, H.:** Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jb. f. wiss. Bot. **48** (1910). (Dort die gesamte ältere Literatur.) — **Lundegårdh:** Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. 2, **14** (1918). — **Möller, Erich:** Zur Analyse der Blattbewegungen von *Coleus*. Planta **7**, H. 1 (1928). — **Rawitscher, F.:** Epinastie und Geotropismus. Z. f. Bot. **15** (1923). — Beiträge zur Theorie des Plagiogeotropismus. Ebenda **17** (1925). — **Uhlitzsch, P. G.:** Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. Diss. Leipzig 1887. — **Zimmermann, W.:** Die Georeaktion in der Pflanze. Erg. Biol. **2** (1927).

Lebenslauf.

Als Sohn des Apothekenbesitzers Richard Freytag wurde ich, Herbert Freytag, am 9. II. 1901 in Adelsdorf in Schlesien geboren. In Bad Frankenhausen am Kyffhäuser und Eisenach besuchte ich das Realgymnasium und bestand im Frühjahr 1920 die Reifeprüfung. Nach zweijähriger Praktikantenzeit bestand ich im Juli 1922 die pharmazeutische Vorprüfung in Merseburg. Als Assistent war ich dann ein halbes Jahr in der Adlerapotheke Sagan in Schlesien und ein halbes Jahr in Oldesleben an der Unstrut tätig. Wintersemester 1923/24 und Sommersemester 1924 studierte ich in Braunschweig auf der dortigen Technischen Hochschule Pharmazie, darauf drei weitere Semester in Rostock, und bestand im Mai 1926 in Rostock die pharmazeutische Staatsprüfung. Dann widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaft und ab Wintersemester 1926/27 noch dem Studium der Medizin. Im März 1929 bestand ich in Rostock die ärztliche Vorprüfung.

Meine naturwissenschaftlichen Lehrer waren: in Botanik: Prof. Gassner, Prof. v. Guttenberg; Physik: Prof. Füchtbauer; Chemie: Prof. Fries, Prof. Beckurts, Prof. Störmer, Prof. Walden; Zoologie: Prof. Schulze.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.